

PAOLO FANTI

Istituto di Entomologia « Guido Grandi » dell'Università degli Studi di Bologna

Effetti del digiuno dell'ospite sulla coppia ospite-parassita

Galleria mellonella L. - *Gonia cinerascens* Rond.

(Ricerche eseguite con il contributo del C.N.R.)

GENERALITÀ SUGLI EFFETTI DEL DIGIUNO FORZATO NEGLI INSETTI

Il digiuno viene spesso utilizzato da molti ricercatori come metodo di indagine nell'ambito delle discipline biologiche e, in quanto tale, anche in Entomologia. Si tratta infatti di un procedimento sperimentale che, per la sua semplicità, si presta efficacemente allo studio di molteplici aspetti della fisiologia degli insetti.

Vari risultano infatti gli indirizzi di ricerca sviluppatisi sull'argomento.

Diversi Autori hanno posto la loro attenzione sul digiuno come fattore limitante nei riguardi della riproduzione e della fertilità (Grisson e Le Berre, 1953; Turnipseed e Robb, 1967; Engelmann, 1970; Baud, 1973); altre ricerche hanno invece avuto per oggetto le modificazioni biochimiche che avvengono in seguito a condizioni di inedia.

In generale le principali sostanze di riserva utilizzate in assenza di alimento sono i glucidi, facilmente metabolizzabili, ed i lipidi, mentre le sostanze proteiche subiscono variazioni molto limitate (Chaudary et alii, 1964; Baud, 1967; Wigglesworth, 1972).

Baud (1972), in esperienze condotte su larve di *Bombyx mori* L., distingue due fasi successive all'interno di un periodo di digiuno:

— una fase ad effetto « reversibile », in cui l'equilibrio fisiologico dell'insetto può essere ristabilito con la rialimentazione; in questa fase si verifica un forte consumo glucidico e la regolazione idrica è mantenuta attraverso un alto tenore in acqua degli escrementi;

— una seconda fase, in cui le larve non riescono più a colmare il loro deficit ponderale, il consumo delle sostanze lipidiche di riserva si rivela insufficiente e l'insetto non è più in grado di eliminare l'acqua in eccesso. L'insieme di questi fenomeni può raggiungere valori critici che portano alla morte dell'individuo.

Un'altra conseguenza del digiuno sulla fisiologia degli insetti riguarda la durata della vita larvale in alcuni insetti olometaboli. Infatti, nell'ordine dei Lepidotteri e, in misura minore, dei Coleotteri, condizioni

di inedia possono provocare un allungamento del periodo larvale mediante un aumento del numero delle mute (Beck, 1950; Jones et alii, 1980; Leonard, 1970; Wigglesworth, 1972).

È ben noto che il verificarsi di una muta o di una metamorfosi dipende dal bilancio neotenina/ecdisone nell'insetto: la compresenza dei due ormoni provoca una muta, mentre quando cessa la produzione dell'ormone giovanile, l'ecdisone determina la metamorfosi. Il verificarsi di una muta addizionale indica che il digiuno impedisce il normale calo del titolo di neotenina nell'emolinfa durante l'« ultimo » stadio di vita larvale (Nijhout e Williams, 1974; Nijhout, 1975).

In assenza di alimentazione, infatti, il tenore di alcuni componenti dell'emolinfa ⁽¹⁾ scende al di sotto di valori critici, determinando la secrezione, da parte delle cellule neuricrine mediane del cervello, di un fattore allatotropico in grado di stimolare la produzione di ormone giovanile (Jones et alii, 1980-1981; Bhaskaran e Jones, 1980).

Piuttosto scarsi risultano gli studi svolti sugli effetti del digiuno a carico della relazione ospite-parassita.

Nonon (1980) segnala che carenze nutritive a carico di *Hyponomeuta malinellus* Zell. si traducono nell'alterazione dello sviluppo e nell'eliminazione del suo parassita, l'Imenottero *Ageniaspis fuscicollis* Thoms.

Il parassita, a sviluppo poliembrionico, si rivela particolarmente sensibile al digiuno del suo ospite nello stadio di morula, fase in cui bastano cinque giorni di inedia per far calare il tasso di parassitismo dal 70% al 12,5%.

Nonon osserva che qualora si manifesti, come in questo caso, una differente sensibilità dei due bionti nei confronti del digiuno, questo rappresenta un elemento importante nella dinamica della coppia ospite-parassita.

Meijden (1980), studiando gli effetti dell'assenza di cibo nella dinamica delle popolazioni del lepidottero *Tyria jacobaeae* L. e del suo parassita, il Braconide *Apanteles popularis* Hal., osserva che il numero di parassiti in grado di svilupparsi sulla larva dell'ospite è in relazione diretta con il consumo di cibo di quest'ultimo, ma che l'assenza di nutrimento non si traduce in un crollo completo delle possibilità di sopravvivenza del parassita.

La sommaria rassegna bibliografica svolta ci mostra come nonostante il buon numero di ricerche svolte sulla fisiologia del digiuno ben poche pongono l'accento sulla relazione ospite-parassita.

La presente ricerca si propone di indagare precisamente questo aspetto studiandone gli effetti a carico della coppia *Galleria mellonella* L.-*Gonia cinerascens* Rond.

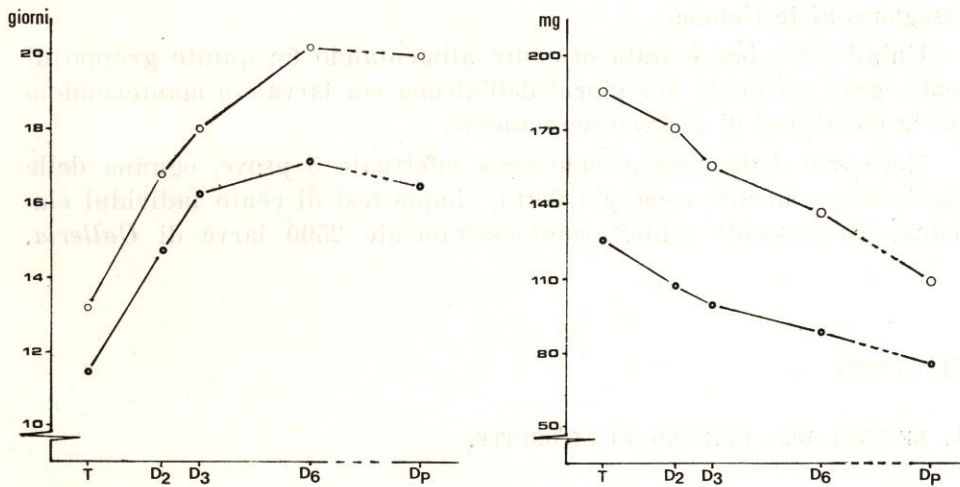
(1) Fra questi il più significativo sembra essere il contenuto in trealosio (Jones et alii, 1980).

Il dato riveste interesse non solo ai fini delle tecniche di allevamento del larveoride, ma anche perché consente di approfondire alcuni aspetti fisiologici della relazione ospite-parassita. Lo sviluppo di *Gonia* può risultare infatti condizionato dalle variazioni sia quantitative che qualitative, relative cioè alla composizione biochimica, dell'ospite sottoalimentato.

Inoltre esiste la possibilità che variazioni del bilancio ormonale del lepidottero, in seguito a condizioni di digiuno, influenzino l'accrescimento del parassita, in considerazione della stretta dipendenza esercitata in molti larvevoridi dagli ormoni del loro ospite, come evidenziato da Mellini (1975).

MATERIALE E METODO

Le ricerche sono state condotte sulla coppia sperimentale *Galleria mellonella* L.-*Gonia cinerascens* Rond., allevata in cella climatizzata secondo le tecniche illustrate in un precedente lavoro da Baronio e Campadelli (1978).



FIGG. I - II

Durata dell'ultimo periodo larvale (a sinistra) e decremento ponderale delle crisalidi di *Galleria* (a destra) in relazione a differenti periodi di digiuno.

○: crisalidi maschili; ●: crisalidi femminili.

T: testimone; D₂: a digiuno per 2 giorni; D₃: a digiuno per 3 giorni; D₆: a digiuno per 6 giorni; D_p: digiuno permanente dopo 2 giorni di alimentazione

La presente sperimentazione è stata svolta sottoponendo a diversi periodi di digiuno gruppi di individui nella loro ultima età larvale, do-

po averli sottoposti a parassitizzazione nella fase finale del precedente stadio larvale, attraverso la somministrazione di foglie di cera contaminate con le uova del parassita.

Poiché precedenti ricerche hanno evidenziato l'importanza sia del numero di uova somministrate procapite (Mellini e Gironi, 1981), sia della loro dispersione sul substrato trofico dell'ospite (Mellini e Braga, 1982) in relazione alla percentuale di parassitizzazione, questa operazione è stata condotta in maniera uniforme dividendo le larve di *Galleria* in gruppi di 100 e somministrando a ciascun gruppo 8 zimbelli di cera con circa 100 uova ognuna, fornendo così mediamente 8 uova procapite.

Conclusa questa fase preliminare, le larve che avevano compiuto la muta di passaggio all'ultima età larvale venivano prelevate ed isolate in gruppi di 100 nelle varie condizioni sperimentali: il primo gruppo, con funzione di testimone, veniva alimentato con una quantità di pabulum più che sufficiente alle normali esigenze nutritive di *Galleria*, il secondo, terzo e quarto gruppo fungevano da tesi sottoposte a digiuno rispettivamente per due, tre e sei giorni.

Dopo il relativo periodo di digiuno, veniva fornito a ciascun gruppo di larve un quantitativo di pabulum identico a quello precedentemente assegnato al testimone.

Un'ulteriore tesi è stata ottenuta alimentando un quinto gruppo di cento larve nei primi due giorni dell'ultima età larvale e mantenendolo poi in condizioni di digiuno permanente.

Nel corso della ricerca sono state effettuate 5 prove, ognuna delle quali comprendente, come già detto, cinque tesi di cento individui ciascuna, interessando quindi complessivamente 2500 larve di *Galleria*.

RISULTATI

A. EFFETTI DEL DIGIUNO SULL'OSPITE.

1. Sulla durata dell'ultima età. — Questo parametro andrebbe più correttamente definito « durata del periodo larvale dall'inizio della sperimentazione all'incrisalidamento », in quanto la maggior durata della vita larvale in seguito a periodi di digiuno può essere connessa, come già accennato, al verificarsi di mute supplementari. Si è preferito non approfondire questo particolare aspetto per evitare un'ulteriore manipolazione delle larve, che per i suoi effetti sui tempi oltre che sui pesi delle crisalidi (Mellini e Bratti, 1983), avrebbe introdotto un nuovo fattore di variabilità. D'altronde, ai fini dell'allevamento

massivo, il dato di interesse è costituito dall'allungamento complessivo del ciclo vitale dell'ospite (2).

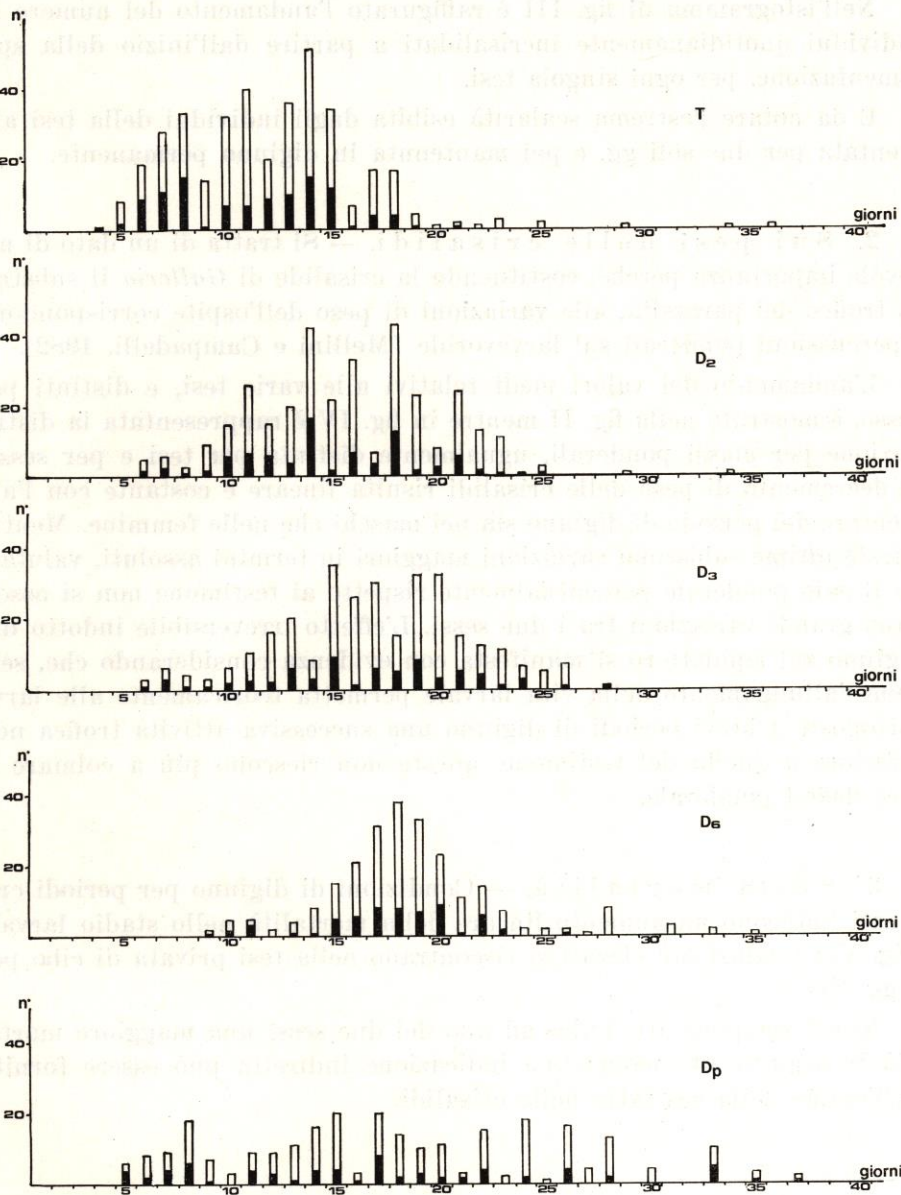


FIG. III

Distribuzione temporale degli incrisalidamenti in relazione a differenti periodi di digiuno. Colonna bianca: crisalidi di *Galleria* indenni; colonna nera: crisalidi in cui si è formato il pupario di *Gonia*.

(2) Peraltro il dato non è stato rilevato nella prima prova.

Osservando la fig. I, che riassume i valori medi di questo parametro relativi a ciascuna tesi, si può notare un marcato allungamento del periodo suddetto nelle tesi sottoposte a digiuno (3).

Nell'istogramma di fig. III è raffigurato l'andamento del numero di individui quotidianamente incrisalidati a partire dall'inizio della sperimentazione, per ogni singola tesi.

È da notare l'estrema scalarità esibita dagli individui della tesi alimentata per due soli gg. e poi mantenuta in digiuno permanente.

2. Sui pesi delle crisalidi. — Si tratta di un dato di notevole importanza perché, costituendo la crisalide di *Galleria* il substrato trofico del parassita, alle variazioni di peso dell'ospite corrispondono ripercussioni ponderali sul larvevoride (Mellini e Campadelli, 1982).

L'andamento dei valori medi relativi alle varie tesi, e distinti per sesso, è mostrato nella fig. II mentre in fig. IV è rappresentata la distribuzione per classi ponderali, ugualmente distinta per tesi e per sesso. Il decremento di peso delle crisalidi risulta lineare e costante con l'aumentare del periodo di digiuno sia nei maschi che nelle femmine. Mentre queste ultime subiscono variazioni maggiori in termini assoluti, valutando il calo ponderale percentualmente rispetto al testimone non si osservano grandi variazioni fra i due sessi. L'effetto irreversibile indotto dal digiuno sul lepidottero si manifesta con evidenza considerando che, sebbene l'allungamento della vita larvale permetta teoricamente alle larve sottoposte a brevi periodi di digiuno una successiva attività trofica non inferiore a quella del testimone, queste non riescono più a colmare il loro deficit ponderale.

3. Sulla mortalità. — Condizioni di digiuno per periodi crescenti inducono un aumento lineare della mortalità nello stadio larvale (fig. V): i valori più elevati si riscontrano nella tesi privata di cibo per 6 gg. (4).

Non è semplice attribuire ad uno dei due sessi una maggiore mortalità in seguito ad inedia: una indicazione indiretta può essere fornita dall'esame della sex-ratio nelle crisalidi.

(3) Condizioni di inedia non influenzano invece la durata dello stadio pupale, che si mantiene costante, sia nei maschi che nelle femmine.

(4) I valori della mortalità risultano incrementati da casi di cannibalismo. Si è cercato di rendere percentualmente limitato il fenomeno isolando i vari individui dalla fase di eopupa in poi. L'isolamento nella fase larvale avrebbe invece comportato diversi problemi (Mellini et alii, 1979).

Un leggero spostamento a sfavore delle femmine con l'allungarsi del periodo di digiuno indicherebbe una loro maggiore sensibilità, ma la

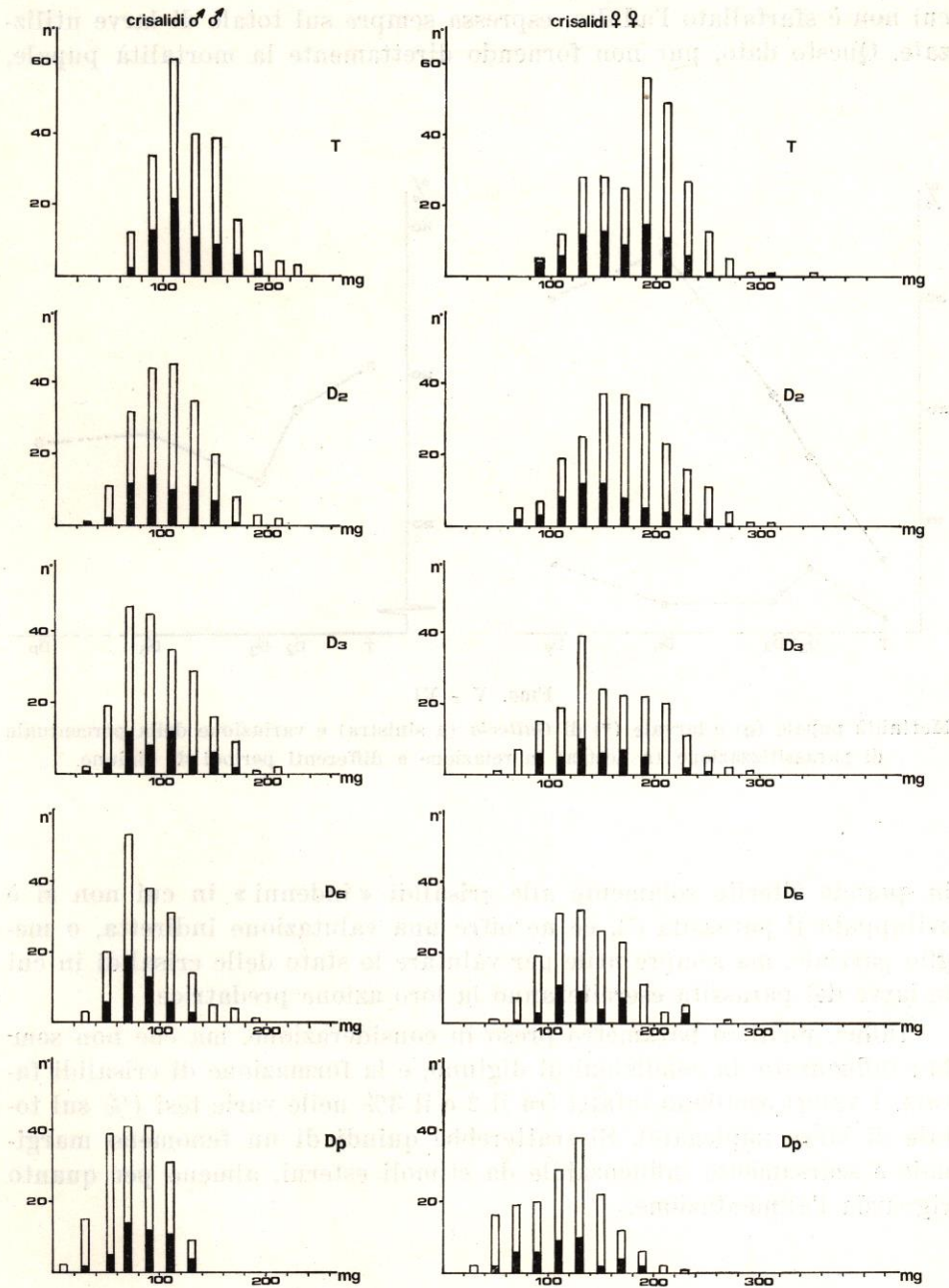
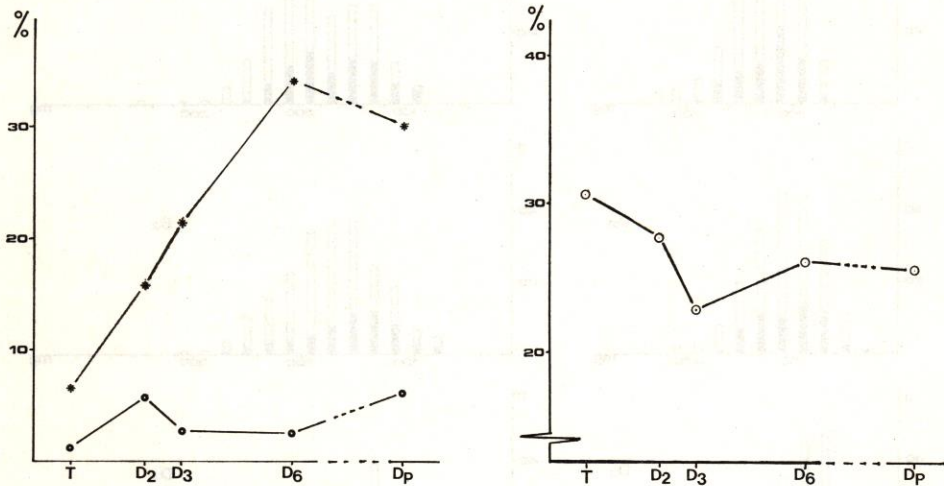


FIG. IV

Distribuzione in classi ponderali delle crisalidi di *Galleria* sottoposte a differenti periodi di digiuno (classi ponderali intervallate di 20 mg).

scarsa omogeneità del dato nelle varie prove non permette un giudizio definitivo.

La seconda curva della fig. V ci indica la percentuale di crisalidi da cui non è sfarfallato l'adulto, espressa sempre sul totale di larve utilizzate. Questo dato, pur non fornendo direttamente la mortalità pupale,



FIGG. V - VI

Mortalità pupale (o) e larvale (*) di *Galleria* (a sinistra) e variazione della percentuale di parassitizzazione (a destra) in relazione a differenti periodi di digiuno.

in quando riferito solamente alle crisalidi « indenni » in cui non si è sviluppato il parassita ⁽⁵⁾, ce ne offre una valutazione indiretta, o meglio parziale, ma sempre utile per valutare lo stato delle crisalidi in cui le larve del parassita eserciteranno la loro azione predatrice.

Infine, un'altro parametro preso in considerazione, ma che non sembra influenzato da condizioni di digiuno, è la formazione di crisalidi farrate. I valori oscillano infatti fra il 2 e il 3% nelle varie tesi (% sul totale di larve impiegate). Si tratterebbe quindi di un fenomeno marginale e scarsamente influenzabile da stimoli esterni, almeno per quanto riguarda l'alimentazione.

(5) La morte della crisalide senza la formazione del pupario del parassita può essere dovuta anche a fenomeni di superparassitizzazione (Mellini e Gironi, 1981).

B. RIPERCUSSIONI SUL PARASSITA.

1. Sulla percentuale di parassitizzazione.

Il presente dato è ottenuto in base al rapporto fra il numero di pupari del parassita ed il numero delle crisalidi di *Galleria*; l'andamento dei valori in relazione alle diverse condizioni sperimentali è rappresentato in fig. VI. Al prolungarsi del digiuno corrisponde una diminuzione dei valori, il che sta ad indicare una maggiore mortalità delle larve di *Gonia* in seguito allo stress esercitato sul loro ospite. Questa maggiore mortalità si verifica probabilmente sia nella fase precedente sia in quella seguente l'ecdisi del lepidottero. Sommando infatti al numero di pupari formati il numero di ditteri morti nello stadio larvale in crisalidi di *Galleria*, permane la differenza nel grado di parassitizzazione delle varie tesi.

2. Sul peso dei «pupari».

A periodi di digiuno crescenti corrisponde un costante calo dei pesi dei pupari (fig. VII), fenomeno la cui dipendenza dal corrispondente

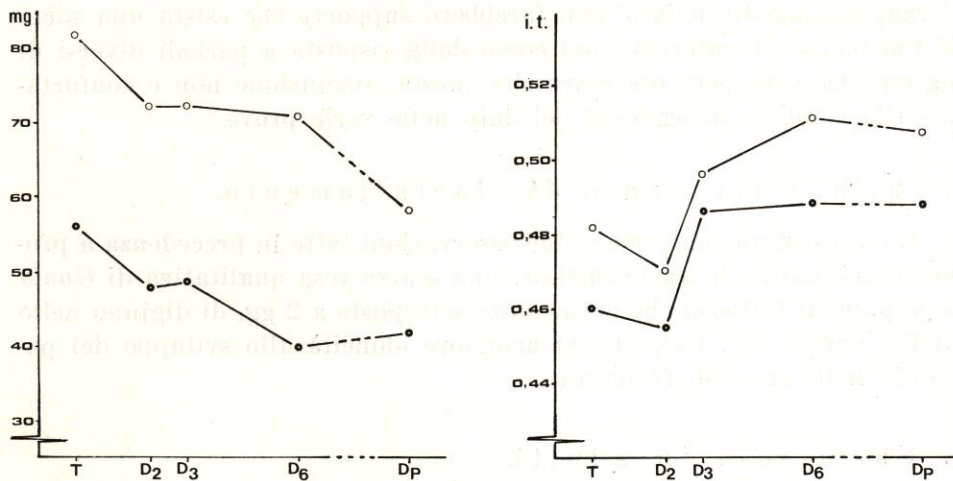


Fig. VII - VIII

Decremento ponderale dei pupari di *Gonia* (a sinistra) e variazione dell'indice di trasferimento (a destra) in relazione a differenti periodi di digiuno dell'ospite.

o: pupari formatisi in crisalidi maschili; ●: pupari formatisi in crisalidi femminili.

decremento in peso delle crisalidi è evidente: il parassita, trovando a disposizione un substrato trofico quantitativamente minore, originerà

pupari di dimensioni ridotte. Altrettanto evidente è l'importanza del dato ai fini dell'allevamento del larvevoride, alla cui maggiore o minore taglia si associano certamente caratteristiche biologiche differenti.

3. Sull'indice di trasferimento.

Con questo termine si intende il rapporto fra il peso del « pupario » del parassita ed il peso della crisalide dell'ospite, entrambi misurati entro le 24 ore successive alla loro formazione. Si tratta quindi della percentuale di materiale dell'ospite convertita in materiale del parassita (6).

In fig. VIII è illustrato l'andamento dei valori ottenuti nelle varie tesi, mantenendo distinti i dati in base al sesso dell'ospite. L'andamento delle due curve è abbastanza simile: ad una iniziale flessione segue un aumento dei valori che si stabilizzano poi con periodi di inedia prolungati. In ospiti di minore taglia, quindi, il parassita tende a sfruttare di più le modeste risorse trofiche disponibili (Mellini e Campadelli, 1982).

Per quanto riguarda l'influenza del sesso dell'ospite sull'indice di trasferimento, le differenze fra i valori sono a favore delle crisalidi femminili, fenomeno anche questo già registrato da Mellini et alii (1978).

I valori più bassi che si riscontrano nella tesi a digiuno per 2 gg. e la mortalità ivi più accentuata delle crisalidi di *Galleria* (fig. V), evento sfavorevole al larvevoride che necessita di ospiti vitali almeno fino al raggiungimento della 3^a età, farebbero supporre che esista una sorta di « momento climaterico » nel corso della risposta a periodi diversi di digiuno. Occorre però osservare che questa conclusione non è confortata dalla mancata omogeneità del dato nelle varie prove.

4. Sulla percentuale di sfarfallamento.

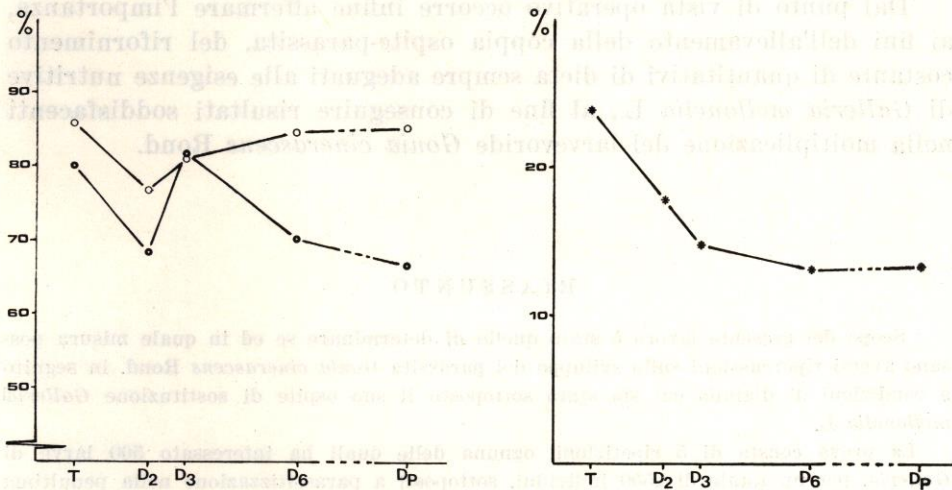
Il dato sembra confermare due osservazioni fatte in precedenza a proposito dell'indice di trasferimento: una scarsa resa qualitativa di *Gonia* nelle pupe di *Galleria* che erano state sottoposte a 2 gg. di digiuno nello stadio larvale (fig. IX), ed una maggiore idoneità allo sviluppo del parassita nelle crisalidi femminili.

5. Sulla resa in adulti.

Questo parametro esprime il numero di adulti di *Gonia* ottenuti sul numero totale di larve utilizzate, ed è evidente che si tratta del dato più importante ai fini dell'allevamento del parassita.

(6) In realtà il consumo in peso di sostanze dell'ospite è superiore al peso raggiunto dai pupari, per via del consumo metabolico e dell'escrezione.

L'andamento dei valori, riportati in fig. X indica chiaramente come il digiuno, anche di breve durata, provochi un notevole decremento nella resa in adulti del parassita, decremento che si arresta con periodi di inedia superiori a 3 gg.



Figg. IX - X

Percentuali di sfarfallamento di *Gonia* (a sinistra) e resa percentuale di *Gonia* (a destra) in relazione a differenti periodi di digiuno dell'ospite.

o: pupari formati in crisalidi maschili; o: pupari formati in crisalidi femminili.

CONCLUSIONI

Dall'analisi degli effetti provocati dal digiuno sui principali parametri vitali dell'ospite e del parassita si possono trarre alcune conclusioni interessanti l'allevamento del larvevoride. Appare chiaramente come periodi di digiuno, anche brevi, nell'ultima età larvale dell'ospite *Galleria mellonella* L. siano sufficienti a causare profonde ripercussioni sulla moltiplicazione di *Gonia cinerascens* Rond.

Le interferenze a carico della relazione ospite-parassita si traducono in un numero minore di adulti di *Gonia*, che raggiungono pesi più bassi e quindi, presumibilmente, presentano minore vitalità e fecondità. Inoltre l'allungamento dell'età larvale di *Galleria* si ripercuote anche sulla durata del ciclo biologico del larvevoride.

D'altra parte è interessante il fatto che *Gonia*, pur mostrando un'elevata sensibilità a condizioni di stress del suo ospite, riveli una buona resistenza qualora la condizione avversa si prolunghi, mantenendo co-

stante la percentuale di adulti sfarfallati per periodi di digiuno superiori a 3 gg.

Occorre comunque considerare che l'alta variabilità espressa da *Galleria* potrebbe causare effetti non direttamente legati al fenomeno considerato e, nello stesso tempo, mascherare altre correlazioni altrimenti evidenti in ospiti con comportamento più omogeneo.

Dal punto di vista operativo occorre infine affermare l'importanza, ai fini dell'allevamento della coppia ospite-parassita, del rifornimento costante di quantitativi di dieta sempre adeguati alle esigenze nutritive di *Galleria mellonella* L., al fine di conseguire risultati soddisfacenti nella moltiplicazione del larvevoride *Gonia cinerascens* Rond.

RIASSUNTO

Scopo del presente lavoro è stato quello di determinare se ed in quale misura possano aversi ripercussioni sullo sviluppo del parassita *Gonia cinerascens* Rond. in seguito a condizioni di digiuno cui sia stato sottoposto il suo ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L.

La prova consta di 5 ripetizioni, ognuna delle quali ha interessato 500 larve di *Galleria*, per un totale di 2500 individui, sottoposti a parassitizzazione nella penultima età larvale.

Sono stati posti a confronto con un testimone, normalmente alimentato, tre gruppi di larve sottoposti a digiuno a partire dall'inizio dell'ultima età larvale rispettivamente per 2, 3, 6 gg. ed in seguito rialimentati, mentre un quinto gruppo di larve veniva alimentato per i primi due giorni dell'ultima età e poi privato completamente di pabulum.

Periodi di digiuno crescenti, comportano un allungamento della vita larvale di *Galleria*, un aumento di mortalità ed una costante diminuzione dei pesi medi delle crisalidi.

Lo stress prodotto da condizioni di inedia dell'ospite, anche per un breve periodo, si traduce in un numero minore di adulti del parassita, il quale raggiunge pesi più bassi e quindi presumibilmente, presenta minore vitalità e fecondità. Inoltre sul ciclo biologico del larvevoride si ripercuote anche l'allungamento dell'età larvale di *Galleria*.

Peraltro, qualora la condizione avversa all'ospite si prolunghi, *Gonia* mostra una buona resistenza, mantenendo costante la resa in adulti per periodi di digiuno superiori a 3 gg.

Effects of the host starvation on the host-parasite couple *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond.

SUMMARY

The aim of this work was to evaluate the effects on the growth of the parasitoid *Gonia cinerascens* Rond. if its substitute host was imposed to starve.

The experiments consisted of five repetitions, each one interesting 500 larvae of *Galleria*, covering a total of 2500 individuals which were parasitized during the last but one instar.

In comparison with a control, normally fed, three groups of larvae were starved from the beginning of the last instar, respectively for 2, 3 and 6 days, and then refed. Another group of larvae was fed for the first two days of their last instar and later on maintained without food.

Increasing periods of starvation caused a longer larval life in *Galleria*, an increase of its mortality and a constant decrease of the average pupal weights.

The stress produced by the host starvation, even for a short time, resulted in a lower number of parasitoids which showed lower weights and so, probably, less fecundity. Moreover, the prolongation of larval life of *Galleria*, induced by starvation, was reflected in the biological cycle of the parasite, too.

However, when the host starvation lasted more than 3 days, *Gonia* displayed a satisfactory resistance and the rate of adult parasitoids stopped its decrease.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BARONIO P., CAMPADELLI G., 1978. — Ciclo biologico di *Gonia cinerascens* Rond. (Dipt. Tachinidae) allevata in ambiente condizionato sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L. (Lep. Galleriidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 34: 35-54.
- BAUD L., 1967. — Utilisation du glycogène au cours du jeûne chez le Lépidoptère *Bombyx mori* L. - *C.R. Soc. Biol.*, 161: 1748.
- BAUD L., 1972. — Contribution a l'étude de la physiologie du jeûne chez un insecte. I. Analyse de quelques caractères biochimiques au cours du jeûne absolu chez la chenille de *Bombyx mori* L.: existence de deux phases successives. - *Ann. Zool.-Ecol. Anim.*, 4 (4): 497-506.
- BAUD L., 1973. — Contribution a l'étude de la physiologie du jeûne chez un insecte. II. Effets du jeûne larvaire sur les chrysalides et sur les oeufs de la génération suivante. - *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, 5 (I): 1-11.
- BECK S. D., 1950. — Nutrition of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis*. II. Some effects of diet on larval growth characteristics. - *Physiol. Zool.*, 23: 353-361.
- BHASKARAN G., JONES G., 1980. — Neuroendocrine regulation of corpus allatum activity in *Manduca sexta*: the endocrine basis for starvation-induced supernumerary larval moult. - *J. Insect Physiol.*, 26: 431-440.
- CHAUDHARY K. D., BERNARD R., LEMONDE A., 1964. — Effects of starvation on the larval body composition and phosphorus metabolism in *Tribolium confusum* Duval. - *Arch. Intern. Physiol., Bioch.*, 72: 17-31.
- ENGELMANN F., 1970. — The Physiology of Insect Reproduction. - Pergamon. Oxford.
- GRISON P., LE BERRE J.-R., 1953. — Conséquences physiologiques de l'inanition chez l'imago de *Leptinotarsa decemlineata* Say. - *Rev. Pathol. vég. entomol. agr. Fr.*, 32, 2: 73-86.
- JONES D., JONES G., BHASKARAN G., 1980. — Induction of supernumerary molting by starvation in *Manduca sexta* larvae. - *Ent. exp. & appl.*, 28: 259-267.
- JONES D., JONES G., BHASKARAN G., 1981. — Dietary sugars, hemolymph trehalose levels, and supernumerary molting of *Manduca sexta* larvae. - *Physiol. Zool.*, 54 (2): 260-266.

- LEONARD D. E., 1970. — Effects of starvation on behaviour, number of larval instars, and developmental rate of *Porthetria dispar*. - *J. Insect Physiol.*, 16: 25-31.
- MEIJDEN E. VAN DER, 1980. — Can hosts escape from their parasitoids? The effects of food shortage on the braconid parasitoid *Apanteles popularis* and its host *Tyria jacobaeae*. - *Netherlands Journal of Zoology*, 30 (2): 382-392.
- MELLINI E., 1975. — Studio sui Ditteri Larvevoridi. XXV. Sul determinismo ormonale delle influenze esercitate dagli ospiti sui loro parassiti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 31: 165-203.
- MELLINI E., BRAGA C., 1982. — Importanza del livello di dispersione delle uova microtipiche per la moltiplicazione del parassita *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 37: 75-90.
- MELLINI E., BRATTI A., 1983. — Effetti delle deiezioni e della manipolazione sul ritmo di sviluppo di *Galleria mellonella* L. e ripercussioni sul parassita *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 38 (in corso di stampa).
- MELLINI E., CAMPADELLI G., 1981. — Potenziale megetico del parassitoide *Gonia cinerascens* Rond. misurato sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L. - *Mem. Soc. Ent. Ital.*, 60: 239-252.
- MELLINI E., GIRONI R., 1981. — Effetti della superparassitizzazione nella coppia ospite-parassita *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 36: 49-68.
- MELLINI E., RAPISARDA V., BRIOLINI G., 1979. — Effetti indiretti della densità dell'ospite (*Galleria mellonella* L.) sullo sviluppo del parassita (*Gonia cinerascens* Rond.) in condizioni sperimentali. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 35: 1-12.
- MELLINI E., TESTA I., CAMPADELLI G., CAVICCHI S., 1978. — Influenze del sesso dell'ospite sullo sviluppo del parassita nella coppia *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 34: 111-123.
- NENON J. P., 1980. — Altération du développement et élimination de l'entomophage polyembryonnaire, *Ageniaspis fuscicollis* (Hym.: Encyrtidae) par le jeûne de son hôte, *Hyponomeuta malinellus* (Lep.: Hyponomeutidae). - *Entomophaga*, 25 (3): 269-273.
- NIJHOUT H. F., 1975. — Dynamics of juvenile hormone action in larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. - *Biol. Bull., Wood's Hole*, 149: 568-579.
- TURNIPSEED M. R., ROBB J. S., 1963. — Some factors influencing oviposition by the Tobacco Wireworm, *Conoderus vespertinum* (Coleoptera: Elateridae). - *Ann. Ent. Soc. America*, 56: 651-655.
- WIGGLESWORTH V. B., 1972. — The principles of insect physiology. - Methuen & Co. Ltd., London.